TAXINOMIE NUMÉRIQUE DES ESPÈCES DU GENRE *TRACHURUS* RAFINESQUE, 1810 (POISSONS, TÉLÉOSTÉENS, CARANGIDAE).

par

Mohamed BEN SALEM (1)

RESUME. - Sur 14 espèces du genre *Trachurus* reconnues valides par un certain nombre de caractères méristiques et biométriques, nous avons appliqué des techniques de la Taxinomie numérique, mises au point par Sokal et Sneath (1963) et Daget (1966). Il s'agit de méthodes purement objectives dans leur développement et qui reposent sur un système de codage logique. Elles ont permis de mieux comprendre et de représenter clairement les relations taxinomiques réelles et les relations phylogénétiques possibles entre les espèces du genre *Trachurus*.

ABSTRACT. - In 14 species of the *Trachurus* genus, which are recognized as valid thanks to a number of their meristic and biometric characters, we have applied some techniques of numerical taxonomy that have been used by Sokal and Sneath (1963) and Daget (1966). The techniques we have used are totally objective, and are based on a logical coding scheme. These techniques have enabled us to better understand and represent both the actual taxonomic relations and the potential phylogenetic relations amongst the species of the *Trachurus* genus.

Mot clés : Carangidae, *Trachurus*, Numerical taxonomy.

Les techniques de la Taxinomie numérique, telles qu'elles ont été exposées par Sokal et Sneath (1963) et Camin et Sokal (1965) permettent d'étudier de façon globale les relations entre les différentes espèces d'un groupe, genre ou famille, en utilisant la totalité des caractères distinctifs connus. Elles permettent une double approche des problèmes systématiques en fournissant des dendrogrammes qui représentent soit une classification hiérarchique purement phénétique soit un arbre généalogique dichotomisé, schéma possible de l'évolution du groupe à partir d'une souche ancestrale commune. Dans tous les cas, les relations sont étudiées entre unités taxinomiques opérationnelles (UTO) que Daget (1966) définit de la façon suivante : "Les unités taxinomiques opérationnelles, UTO, sont les groupes taxinomiques que l'on désire comparer entre eux. Ceux-ci peuvent être des genres, des espèces, des populations ou même des individus".

Dans la présente étude, nous avons pris comme UTO les 14 espèces du genre *Trachurus* reconnues actuellement valides et distinguées grâce à un certain nombre de caractères méristiques et biométriques. Ces UTO sont les suivantes, n étant le nombre total d'individus examinés pour chacune d'elles :

UTO -	1 -	*T. trachurus* (Linnaeus, 1758)	n = 621
UTO -	2 -	*T. picturatus* (Bowdich, 1825)	n = 81
UTO -	3 -	*T. declivis* (Jenyns, 1841)	n = 42
UTO -	4 -	*T. novaezelandiae* (Richardson, 1843)	n = 201
UTO -	5 -	*T. japonicus* (Temminck et Schlegel, 1844)	n = 91
UTO -	6 -	*T. symmetricus* (Ayres, 1855)	n = 156
UTO -	7 -	*T. capensis* (Castelnau, 1861)	n = 51

(1) Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences de Tunis, 1060 Campus, Tunisie.

UTO -	8 -	*T. mediterraneus* (Steindachner, 1868)	n = 525
UTO -	9 -	*T. murphyi* (Nichols, 1920)	n = 46
UTO -	10 -	*T. lathami* (Nichols, 1920)	n = 99
UTO -	11 -	*T. trecae* (Cadenat, 1949)	n = 136
UTO -	12 -	*T. ponticus* (Aleev, 1956)	n = 71
UTO -	13 -	*T. indicus* (Necrassov, 1966)	n = 65
UTO -	14 -	*T. delagoa* (Necrassov, 1970)	n = 18

CODAGE DES CARACTERES

Chez *Trachurus*, 13 caractères, tous quantitatifs (11 numériques et 2 métriques) sont reconnus et utilisés actuellement pour la distinction des 14 espèces. Afin de les rendre strictement comparables et de leur accorder la même importance, tous ont été codés de façon uniforme selon la méthode préconisée par Daget (1966). Ces 13 caractères sont numérotés de 1 à 13, l'ordre adopté n'ayant aucune incidence sur la suite des opérations. Le codage des différents états dépend non seulement de l'étendue des variations de la variable, mais aussi, pour les variables numériques continues, de la moyenne observée pour chaque UTO. Le passage d'un état à un autre nécessite une différence significative des moyennes correspondantes pour la variable en question.

Caractère 1 : Position de la première scutelle de la ligne latérale principale par rapport aux rayons de la nageoire dorsale.

L'augmentation du nombre d'écailles sur la ligne latérale principale entraîne un recul de la première scutelle. L'état primitif correspond alors aux scutelles apparaissant au début de la dorsale. Nous distinguons 5 états successifs codés de 0 à 4 :

Etat 0 : en face du 3e au 6e rayon de D_2 : UTO 14 (m = 4,94).

Etat 1 : en face du 5e au 9e rayon de D_2 : UTO 7 (m = 7,11), 4 (m = 7,30), 1 (m = 7,50), 10 (m = 7,74).

Etat 2 : en face du 7e au 12e rayon de D_2 : UTO 5 (m = 8,09), 13 (m = 8,26), 8 (m = 8,55), 12 (m = 8,61), 11 (m = 8,68).

Etat 3 : en face du 8e au 13e rayon de D_2 : UTO 3 (m = 9,45).

Etat 4 : en face du 9e au 15e rayon de D_2 : UTO 2 (m = 11,09), 6 (m = 11,44), 9 (m = 11,47).

Caractère 2 : Longueur de la ligne latérale accessoire.

La ligne latérale accessoire appartient au système sensoriel de l'animal et il est permis de penser qu'un animal est d'autant plus évolué que son système sensoriel est plus développé ; l'état primitif correspond donc à une ligne latérale accessoire courte et l'état le plus évolué à une ligne latérale accessoire longue. Nous distinguons, suivant le niveau auquel se termine la ligne latérale accessoire, 5 états successifs codés de 0 à 4 :

Etat 0 : entre le 1er et le 6e rayon de D_2 : UTO 11 (m = 4,13).

Etat 1 : entre le 4e et le 9e rayon de D_2 : UTO 13 (m = 7,77).

Etat 2 : entre le 8e et le 11e rayon de D_2 : UTO14 (m = 8,55).

Etat 3 : entre le 7e et le 17e rayon de D_2 : UTO 12 (m = 9,49), 10 (m = 9,70), 6 (m = 9,87), 8 (m = 10,04), 5 (m = 10,04), 4 (m = 10,07).

Etat 4 : entre le 9e et le 40e rayon de D_2 : UTO 9 (m = 15,29), 3 (m = 16,16), 7 (m = 31,54), 1 (m = 34,55).

Caractère 3 : Nombre d'écailles à la ligne latérale principale.

Le développement du système de la ligne latérale entraîne une augmentation du nombre d'écailles le protégeant. L'état primitif correspond donc à un faible nombre d'écailles, l'état évolué à un nombre d'écailles élevé. Nous distinguons 9 états, codés de 0 à 8 :

Etat 0 : 29 à 33 écailles : UTO 1 (m = 31,10), 14 (m = 31,16).
Etat 1 : 31 à 36 écailles : UTO 7 (m = 32,74).
Etat 2 : 29 à 37 écailles : UTO 4 (m = 33,15), 10 (m = 33,70), 5 (m = 33,95).
Etat 3 : 31 à 42 écailles : UTO 13 (m = 36,18), 11 (m = 36,60).
Etat 4 : 35 à 42 écailles : UTO 3 (m = 38,83).
Etat 5 : 33 à 51 écailles : UTO 8 (m = 40,39).
Etat 6 : 36 à 48 écailles : UTO12 (m = 42,34).
Etat 7 : 47 à 57 écailles : UTO 2 (m = 51,34).
Etat 8 : 45 à 62 écailles : UTO 9 (m = 52,06), 6 (m = 52,47).

Caractère 4 : Nombre de scutelles à la ligne latérale principale.

Comme pour le nombre d'écailles, l'état primitif est caractérisé par un faible nombre de scutelles, l'état évolué par un nombre élevé. Nous distinguons ainsi 8 états codés de 0 à 7 :

Etat 0 : 33 à 41 scutelles : UTO 11 (m : 37,00), 5 (m = 37,25).
Etat 1 : 35 à 43 scutelles : UTO 13 (m = 38,24), 10 (m = 38,58).
Etat 2 : 33 à 46 scutelles : UTO 1 (m = 39,02), 4 (m = 39,18), 7 (m = 39,19).
Etat 3 : 38 à 45 scutelles : UTO 14 (m = 41,16), 3 (m = 41,52).
Etat 4 : 35 à 52 scutelles : UTO 8 (m = 42,60), 12 (m = 42,80).
Etat 5 : 41 à 53 scutelles : UTO 2 (m = 46,56).
Etat 6 : 37 à 59 scutelles : UTO 6 (m = 47,48).
Etat 7 : 38 à 50 scutelles : UTO 9 (m = 54,32).

Caractère 5 : Nombre total d'écailles et de scutelles à la ligne latérale principale.

L'état évolué correspond à un nombre élevé d'écailles et de scutelles. Nous distinguons 9 états codés de 0 à 8 :

Etat 0 : 67 à 74 écailles et scutelles : UTO 5 (m = 71,21).
Etat 1 : 65 à 79 écailles et scutelles : UTO 7 (m = 71,94), 1 (m = 72,10), 10 (m = 72,29), 14 (m = 72,33), 4 (m = 72,34).
Etat 2 : 68 à 81 écailles et scutelles : UTO 11 (m = 73,64).
Etat 3 : 70 à 79 écailles et scutelles : UTO 13 (m = 74,43).
Etat 4 : 74 à 84 écailles et scutelles : UTO 3 (m = 80,36).
Etat 5 : 71 à 94 écailles et scutelles : UTO 8 (m = 83,04).
Etat 6 : 75 à 93 écailles et scutelles : UTO 12 (m = 85,21).
Etat 7 : 89 à 107 écailles et scutelles : UTO 9 (m = 97,39), 2 (m = 97,85).
Etat 8 : 90 à 113 écailles et scutelles : UTO 6 (m = 99,95).

Caractère 6 : Nombre de branchiospines sur la partie supérieure de l'arc branchial externe gauche.

Etant donné leur fonction, des branchiospines nombreuses sont un signe d'évolution ; à l'état primitif correspond donc un nombre peu élevé de branchiospines. Nous distinguons 8 états codés de 0 à 7 :

Etat 0 : 12 à 16 branchiospines : UTO 5 (m = 13,82), 10 (m = 13,83), 14 (m = 14,00), 3 (m = 14,16).
Etat 1 : 1 à 17 branchiospines : UTO 11 (m = 14,60).
Etat 2 : 13 à 18 branchiospines : UTO 6 (m = 14,83), 13 (m = 14,94), 2 (m = 14,96), 8 (m = 15,06), 4 (m = 15,12).
Etat 3 : 13 à 18 branchiospines : UTO 12 (m = 15,49).

Etat 4 : 12 à 19 branchiospines : UTO 1 (m = 15,85).
Etat 6 : 15 à 18 branchiospines : UTO 9 (m = 16,61).
Etat 7 : 15 à 21 branchiospines : UTO 7 (m = 17,65).

Caractère 7 : Nombre de branchiospines sur la partie inférieure de l'arc branchial externe gauche.

Comme pour les branchiospines de la partie supérieure, un nombre élevé de branchiospines à la partie inférieure de l'arc branchial externe gauche est un signe d'évolution ; à l'état primitif correspond un nombre moins élevé de branchiospines. Nous distinguons 10 états codés de 0 à 9 :

Etat 0 : 33 à 41 branchiospines : UTO 10 (m = 36,26);
Etat 1 : 36 à 42 branchiospines : UTO 5 (m = 39,09).
Etat 2 : 36 à 44 branchiospines : UTO 3 (m = 39,66), 8 (m = 40,09).
Etat 3 : 37 à 46 branchiospines : UTO 6 (m = 40,80), 12 (m = 40,84), 2 (m = 41,15).
Etat 4 : 37 à 47 branchiospines : UTO 14 (m = 41,94), 4 (m = 42,17).
Etat 5 : 36 à 48 branchiospines : UTO 11 (m = 42,67).
Etat 6 : 39 à 48 branchiospines : UTO 13 (m = 43,52).
Etat 7 : 41 à 47 branchiospines : UTO 9 (m = 44,35).
Etat 8 : 40 à 50 branchiospines : UTO 1 (m = 45,01).
Etat 9 : 45 à 56 branchiospines : UTO 7 (m = 51,08).

Caractère 8 : Nombre total de branchiospines sur la totalité de l'arc branchial externe gauche.

L'état évolué chez *Trachurus* doit posséder un grand nombre de branchiospines, l'état primitif un faible nombre de branchiospines. Nous distinguons 10 états codés de 0 à 9 :

Etat 0 : 46 à 56 branchiospines : UTO 10 (m = 50,10).
Etat 1 : 49 à 57 branchiospines : UTO 5 (m = 52,92).
Etat 2 : 50 à 57 branchiospines : UTO 3 (m = 53,83).
Etat 3 : 48 à 62 branchiospines : UTO 8 (m = 55,17).
Etat 4 : 51 à 63 branchiospines : UTO 6 (m = 55,63), 14 (m = 55,94).
Etat 5 : 51 à 61 branchiospines : UTO 2 (m = 56,11), 12 (m = 56,41).
Etat 6 : 49 à 65 branchiospines : UTO 4 (m = 57,29), 11 (m = 57,31).
Etat 7 : 52 à 64 branchiospines : UTO 13 (m = 58,46).
Etat 8 : 53 à 65 branchiospines : UTO 1 (m = 60,81), 9 (m = 60,95).
Etat 9 : 61 à 75 branchiospines : UTO 7 (m = 68,72).

Caractère 9 : Nombre de rayons mous à la nageoire pectorale.

L'état le plus primitif correspond au nombre de rayons le plus faible. Nous distinguons 9 états successifs codés de 0 à 8 :

Etat 0 : 17 à 22 rayons : UTO 10 (m = 19,02), 1 (m = 19,08), 14 (m = 19,11).
Etat 1 : 17 à 21 rayons : UTO 8 (m = 19,20).
Etat 2 : 18 à 21 rayons : UTO 4 (m = 19,32).
Etat 3 : 18 à 21 rayons : UTO 3 (m = 19,57), 5 (m = 19,57).
Etat 4 : 18 à 21 rayons : UTO 12 (m = 19,73), 13 (m = 19,74), 11 (m = 19,76).
Etat 5 : 18 à 21 rayons : UTO 7 (m = 20,00).
Etat 6 : 18 à 22 rayons : UTO 6 (m = 20,41).
Etat 7 : 19 à 22 rayons : UTO 9 (m = 20,67).
Etat 8 : 19 à 23 rayons : UTO 2 (m = 21,06).

Caractère 10 : Nombre de rayons mous à la seconde nageoire dorsale.

Comme précédemment, l'état primitif correspond au nombre de rayons le plus faible. Nous distinguons ici 5 états successifs codés de 0 à 4 :

Etat 0 : 28 à 34 rayons : UTO 14 (m = 30,17), 12 (m = 30,21).
Etat 1 : 27 à 33 rayons : UTO 11 (m = 30,60), 10 (m = 30,79).
Etat 2 : 28 à 36 rayons : UTO 8 (m = 31,22), 1 (m = 31,34), 13 (m = 31,38), 4 (m = 31,43), 5 (m = 31,53).
Etat 3 : 29 à 34 rayons : UTO 3 (m = 32,35).
Etat 4 : 31 à 36 rayons : UTO 2 (m = 33,11), 7 (m = 33,17), 9 (m = 33,17), 6 (m = 33,43).

Caractère 11 : Nombre de rayons mous à la nageoire anale.

L'état primitif correspond à un faible nombre de rayons à la nageoire anale. Nous distinguons 5 états successifs codés de 0 à 4 :
Etat 0 : 24 à 31 rayons : UTO 14 (m = 26,61), 11 (m = 26,83), 12 (m = 26,90).
Etat 1 : 24 à 31 rayons : UTO 1 (m = 25,51), 10 (m = 27,66), 13 (m = 27,81), 8 (m = 27,86).
Etat 2 : 25 à 31 rayons : UTO 4 (m = 28,37), 3 (m = 28,45), 5 (m = 28,51), 2 (m = 28,58), 9 (m = 28,63).
Etat 3 : 26 à 31 rayons : UTO 6 (m = 28,66).
Etat 4 : 24 à 32 rayons : UTO 7 (m = 28,90).

Caractère 12 : Hauteur des écailles de la ligne latérale principale.

Les écailles de la ligne latérale sont développées à l'état évolué et de petite taille à l'état primitif. La hauteur des écailles est étudiée en fonction du diamètre horizontal de l'oeil. Le rapport HE/OE doit être faible chez les espèces primitives, élevé
chez les espèces évoluées. Nous distinguons 4 états successifs :
Etat 0 : HE/OE = 0,20 à 0,46 : UTO 6, 11, 12, 13.
Etat 1 : HE/OE = 0,36 à 0,66 : UTO 2, 8, 14.
Etat 2 : HE/OE = 0,53 à 0,92 : UTO 4, 5, 7, 9, 10.
Etat 3 : HE/OE = 0,70 à 1,07 : UTO 1, 3.

Caractère 13 Hauteur des scutelles de la ligne latérale principale.

Nous avons remarqué chez les *Trachurus* que les scutelles de la ligne latérale sont toujours très développées ; en revanche, les écailles de cette même ligne le sont plus ou moins. Chez une forme évoluée, les écailles doivent avoir le même développement que celui des scutelles ; en revanche, chez les formes primitives, les écailles conservent leur petite taille. La hauteur relative des écailles (HE) est mesurée par rapport à celle des scutelles (HS). Nous distinguons 3 états successifs :
Etat 0 : HE/HS = 0,4 à 0,8 : UTO 11, 12, 13, 14.
Etat 1 : HE/HS = 0,5 à 1,0 : UTO 2, 6, 7, 8, 9, 10.
Etat 2 : HE/HS = 0,08 à 1,2 : UTO 1, 3, 4, 5.

CLASSIFICATION PHENETIQUE

Les données précédentes sont résumées dans une matrice de valeurs codées à 13 lignes, une par caractère, et 14 colonnes, une par UTO. Dans deux colonnes supplémentaires ont été notés la moyenne et l'écart-type des valeurs codes inscrites dans chaque ligne (Tableau I). Un premier examen des colonnes de cette matrice fait immédiatement apparaître que UTO 10 (*T. lathami*) et UTO 14 (*T. delagoa*) sont, de loin, les espèces les plus primitives du genre *Trachurus* avec 4 zéros et un total de 13 pour *T. lathami* et 7 zéros et un total de 15 pour *T. delagoa*. La forme la plus évoluée de *Trachurus* est *T. murphyi*, UTO 9, qui n'a aucun zéro dans sa colonne et un total de 67. Les espèces *T. picturatus*, *T. symmetricus* et *T. capensis* (UTO 2, 6 et 7) sont

Tableau I : Matrice des valeurs codes

UTO / Caract.	UTO 1	UTO 2	UTO 3	UTO 4	UTO 5	UTO 6	UTO 7	UTO 8	UTO 9	UTO 10	UTO 11	UTO 12	UTO 13	UTO 14	$\overline{m}$	γ
1	1	4	3	1	2	4	1	2	4	1	2	2	2	0	2,071	1,223
2	8	5	6	3	3	3	7	3	4	3	0	3	1	2	3,643	2,125
3	0	7	4	2	2	8	1	5	8	2	3	6	3	0	3,643	2,662
4	2	5	3	2	0	6	2	4	7	1	0	4	1	3	2,857	2,065
5	1	7	4	1	0	8	1	5	7	1	2	6	3	1	3,357	2,662
6	4	2	0	2	0	2	7	2	6	0	1	3	2	0	2,214	2,110
7	8	3	2	4	1	3	9	2	7	0	5	3	6	4	4,071	2,549
8	8	5	2	6	1	4	9	3	8	0	6	5	7	4	4,857	2,615
9	0	8	3	2	3	6	5	1	7	0	4	4	4	0	3,357	2,496
10	1	4	3	2	2	4	4	2	4	1	1	0	2	0	2,143	1,407
11	1	2	2	2	2	3	4	1	2	1	0	0	1	0	1,500	1,118
12	3	1	3	2	2	0	2	1	2	2	0	0	0	1	1,357	1,042
13	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1,000	0,756
TOTAL	39	54	37	31	20	52	53	32	67	13	24	36	32	15		

considérées aussi comme des formes très évoluées avec un total de 52 à 54 et au maximum 1 seul zéro.

Les UTO 1, 3, 4, 5, 8, 11, 12 et 13 (*T. trachurus*, *T. declivis*, *T. novaezelandiae*, *T. japonicus*, *T. mediterraneus*, *T. trecae*, *T. ponticus* et *T. indicus*) sont intermédiaires avec 1 à 5 zéros et un total de 20 à 39.

Pour arriver à des conclusions plus précises et comparer chaque UTO aux 13 autres, il est nécessaire de considérer la matrice standardisée dans laquelle chaque valeur code est remplacée par son écart à la moyenne de la ligne correspondante divisé par l'écart-type. Dans la matrice standardisée ainsi obtenue, la moyenne de chaque ligne est nulle et son écart-type est égal à l'unité, les valeurs inscrites étant positives ou négatives.

Considérons maintenant, dans un espace à 13 dimensions, les 14 points représentatifs des 14 UTO qui ont pour coordonnées, selon 13 axes orthogonaux correspondant à chacun des 13 caractères, les valeurs inscrites dans chaque colonne de la matrice standardisée. En joignant ces points 2 à 2, nous obtenons 14 (14-1)/2, soit 91 segments d'hyperdroites dont il est facile de calculer la longueur. Par exemple, le carré de la distance entre les points 1 et 2 est égal à la somme des carrés des différences entre les valeurs des colonnes 1 et 2 inscrites sur une même ligne. En divisant cette somme par 13, on obtient le carré de la distance taxinomique d1-2, qui reflète la proximité taxinomique entre UTO 1 et UTO 2. Il est évident que d1-2 = d2-1 et que d1-1 = 0. Les calculs effectués, on aboutit à une matrice des distances taxinomiques à 14 lignes et 14 colonnes, symétrique par rapport à la diagonale qui ne comporte que des zéros (Tableau II).

Les distances les plus faibles sont, dans l'ordre croissant : (0,432) entre les points 11 et 13 correspondant à *T. trecae* (UTO 11) et *T. indicus* (UTO 13) ; (0,549) entre les points 2 et 6 correspondant à *T. picturatus* (UTO 2) et *T. symmetricus* (UTO 6) ; (0,671) entre les points 5 et 10 correspondant à *T. japonicus* (UTO 5) et *T. lathami* (UTO 10) ; (0,777) entre les points 4 et 5 correspondant à *T. novaezelandiae* (UTO 4) et *T. japonicus* (UTO 5) ; (0,793) entre les points 9-8 et 12 correspondant aux deux espèces voisines *T. ponticus* (UTO 12) et *T. mediterraneus* (UTO 8).

Dans ces groupes, seules les espèces *T. picturatus* et *T. symmetricus* sont évoluées ; en revanche *T. trecae*, *T. indicus*, *T. japonicus* et *T. lathami* sont peu évoluées.

Les distances les plus grandes, respectivement 2,203 et 2,202 s'observent entre les points 9 et 14 correspondant à *T. murphyi* (UTO 9) et *T. delagoa* (UTO 14) et les points 9 et 10 correspondant à *T. murphyi* (UTO 9) et *T. lathami* (UTO 10). Ces grandes distances sont en fait le résultat d'un contraste évolutif : *T. murphyi* représente l'espèce la plus évoluée chez *Trachurus*, alors que *T. delagoa* et *T. lathami* sont restées peu évoluées. En fait, il s'agit de deux stades d'évolution extrêmes représentés par *T. murphyi*, *T. picturatus* et *T. symmetricus* d'une part, et *T. delagoa*, *T. trecae* et *T. lathami* d'autre part, les autres espèces étant à des stades intermédiaires. A partir de ces distances (maximisation du moment centré d'ordre 2), nous avons obtenu une classification ascendante hiérarchique des UTO par agrégation suivant la distance taxinomique moyenne. Le diagramme de la figure 1 représente alors les relations taxinomiques entre les 14 espèces de *Trachurus*. Nous constatons qu'une ligne horizontale tracée vers la valeur 3500 coupe trois branches du diagramme auxquelles il serait logique d'attribuer la même valeur systématique. La première branche mène aux UTO 9, 6 et 2 qui correspondent aux espèces les plus évoluées ; la deuxième mène aux UTO 14, 13, 11, 12, 8 et 10, 5, 4, 3 ; la troisième mène aux UTO 7 et 1, *T. capensis* et *T. trachurus*.

Tableau II : Matrice des distances taxinomiques (Euclidienes pondérées par le même poids = V 13)

UTO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	0													
2	1.946	0												
3	1.414	1.133	0											
4	0.997	1.478	0.968	0										
5	1.515	1.579	0.847	0.777	0									
6	2.182	0.549	1.350	1.601	1.704	0								
7	1.274	1.715	1.719	1.327	1.824	1.893	0							
8	1.497	1.121	0.945	0.907	1.049	1.130	1.772	0						
9	1.891	0.866	1.563	1.655	2.029	1.024	1.537	1.453	0					
10	1.564	1.792	1.095	0.983	0.671	1.875	2.057	0.908	2.202	0				
11	1.750	1.613	1.666	1.218	1.347	1.693	1.921	1.107	1.885	1.281	0			
12	1.761	1.266	1.537	1.372	1.572	1.324	1.964	0.793	1.511	1.385	0.938	0		
13	1.608	1.373	1.549	1.088	1.364	1.436	1.579	1.002	1.581	1.369	0.432	0.901	0	
14	1.500	1.964	1.621	1.142	1.330	2.034	2.013	1.085	2.203	0.927	0.962	1.162	1.067	0

CLASSIFICATION PHYLOGENETIQUE

La matrice des valeurs codes, telle qu'elle a été établie plus haut, permet de construire un autre type de diagramme, représentant le schéma possible le plus simple de l'évolution des *Trachurus* à partir d'une souche ancestrale commune qui aurait possédé les 13 caractères à l'état zéro. Le principe de la méthode consiste soit à retirer une colonne soit à scinder la matrice en plusieurs matrices partielles de façon à obtenir un nombre maximum de lignes sans zéro. Ces lignes sont alors recodées par soustraction d'une ou plusieurs unités à tous leurs éléments afin de faire apparaître au moins un zéro. Enfin, les lignes ne contenant que des zéros sont supprimées. Sur le diagramme, chaque suppression de colonne ou fragmentation de matrice correspond à un point de branchement et les soustractions d'unités par recodage des lignes sont indiquées sur le tronc commun par de petits traits transversaux inscrits au niveau des caractères considérés. On marque de même, sur les branches simples menant à chaque UTO, les traits transversaux qui correspondent aux chiffres restant finalement dans les colonnes. Dans le cas présent, ce sont les UTO 2, 6 et 9 de la matrice des valeurs codes qui doivent d'abord être isolées pour former la matrice A ; les autres UTO forment la matrice B.

Dans la matrice partielle A, à 13 lignes et 3 colonnes, les lignes 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11 et 13 sont recodées par soustraction respective de 4, 3, 7, 5, 7, 2, 3, 4, 6, 4, 2 et 1. Les traits transversaux correspondants sont marqués sur la branche détachée du tronc commun menant à UTO 2, 6 et 9. Le recodage des lignes de la matrice A permet d'obtenir la matrice A1 ; dans cette dernière les lignes 1,10 et 13 ne contiennent que des zéros et sont donc à supprimer. Le regroupement de UTO 9 et UTO 2 donne la matrice A1-1 avec suppression des lignes 5 et 11.

La matrice B avec 13 lignes et 11 colonnes va se diviser en deux matrices :

- la matrice B2-1 avec les UTO 3, 4, 5 et 10 qui est recodée par soustraction de 1, 3, 2, 1, 1, 2, 1 aux lignes 1, 2, 3 10, 12 et 13.

- la matrice B2-2 avec les UTO 8, 11, 12, 13 et 14 qui est recodée par soustraction de 1, 2 et 3 aux lignes 5, 7 et 8.

La matrice B2-1 va donner également deux matrices :

- la matrice B2-1-1 avec les UTO 3 et 4, qui est recodée par soustration de 2, 1, 2, 2, 1, 1, 1 et 1 aux lignes 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11 et 13.

- la matrice B2-2-2 avec les UTO 5 et 10 qui est obtenue en supprimant les lignes contenant des zéros : 2, 3, 6 et 12.

Il en est de même pour la matrice B2-2 qui donne deux matrices :

- la matrice B2-2-1 avec le UTO 8 et 12 qui s'obtient par la soustraction de 2, 3, 5, 4, 4, 2 et 1 aux lignes 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 9.

- la matrice B2-2-2 avec les UTO 11, 13 et 14 qui s'obtient par le recodage des lignes 7 et 8 par soustraction de 2 et 1.

Cette dernière matrice va permettre d'obtenir la matrice B2-2-1 avec les UTO 11 et 13 par soustraction de 2, 3, 1, 1, 1, 2, 4 et 1 sur les colonnes 1, 3, 5, 6, 7, 8, 9 et 10, et d'éliminer les colonnes qui ne contiennent que des zéros.

Le diagramme de la figure 2, tracé suivant la méthode exposée ci-dessus, ne représente pas la phylogénie réelle des espèces des *Trachurus* qui nous est et nous restera probablement toujours inconnue en raison de la disparition des formes intermédiaires. Il schématise seulement l'hypothèse la plus simple que l'on puisse proposer pour rendre compte de la formation, à partir d'une souche commune, des 14 espèces actuellement existantes par évolution progressive et irréversible de l'ensemble des 13 caractères considérés dans cette étude. On notera, comme indication de la valeur du schéma obtenu, que le nombre de traits transversaux est de 219 alors que la somme des chiffres inscrits dans les 14 colonnes de la matrice des valeurs codes initiales est de 505.

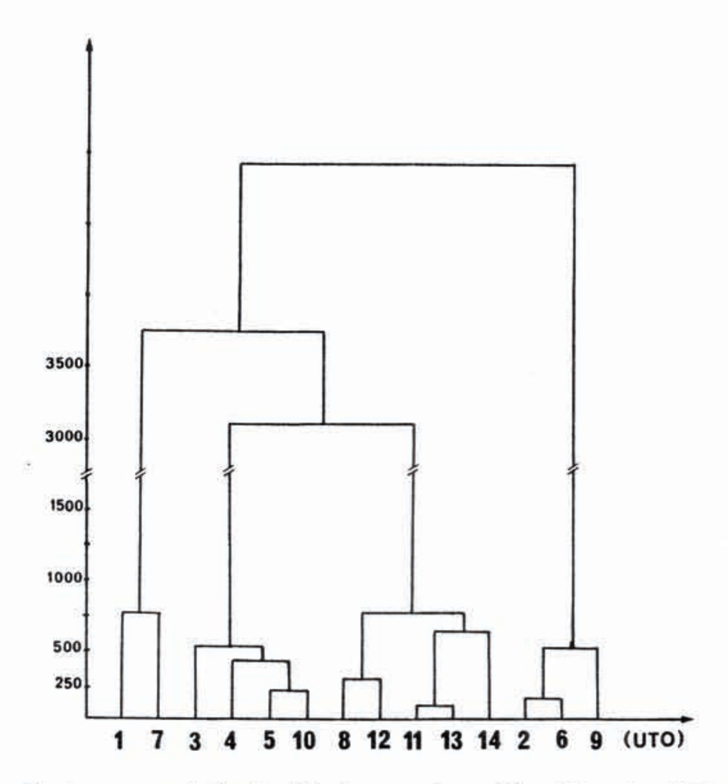


Fig. 1 : Dendrogramme de la classification ascendante hièrarchique des UTO suivant la maximisation du moment centré d'ordre 2.

Les diagrammes des figures 1 et 2, tout en se ressemblant beaucoup, ne sont pas identiques car ils traduisent deux conceptions différentes des relations qui existent entre les 14 espèces de ***Trachurus***.

Dans les relations phylogénétiques du groupe des espèces de ***Trachurus*** (Fig. 3), se manifestent deux phénomènes évolutifs, en apparence contradictoires : la stasigenèse, ou conservation des caractères primitifs (plésiomorphes), et l'anagenèse, ou apparition et développement successifs de caractères nouveaux (apomorphes). Précisons ici que ces deux termes recouvrent plus ou moins des qualificatifs anciens moins précis : plésiomorphe correspondant à "primitif", "archaïque", "généralisé" et apomorphe, à "spécialisé", "dérivé", "nouveau". Il est évident que les qualificatifs plésiomorphes et apomorphes n'ont qu'une valeur relative, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent être correctement employés qu'en comparant entre eux deux taxons. A vrai dire, depuis Rensch (1947) et Huxley (1957 ; 1958), ce ne sont pas deux mais trois modalités évolutives que l'on peut distinguer : la stasigenèse, c'est-à-dire la persistance des caractères d'un taxon ; l'anagenèse, ou évolution séquentielle, c'est-à-dire la transformation progressive d'une lignée avec une progression continue sans déviation du taxon ; la cladogenèse, ou évolution divergente, avec clivage, dichotomie ou bifurcutation de la souche.

Pour la reconnaissance d'une proche parenté phylogénétique de deux espèces ou de deux groupes taxinomiques, il faut constater la concordance des caractères apomorphes. Il découle de la règle de déviation que seule la similitude des caractères homologues nouvellement acquis, c'est-à-dire la synapomorphie, permet d'apprécier le degré de proximité des taxons ; c'est ainsi que les UTO 9, 2 et 6 sont apparentés phylogénétiquement puisque les trois espèces correspondantes, *T. murphyi*, *T. picturatus* et *T. symmetricus*, présentent une grande similitude dans l'évolution du

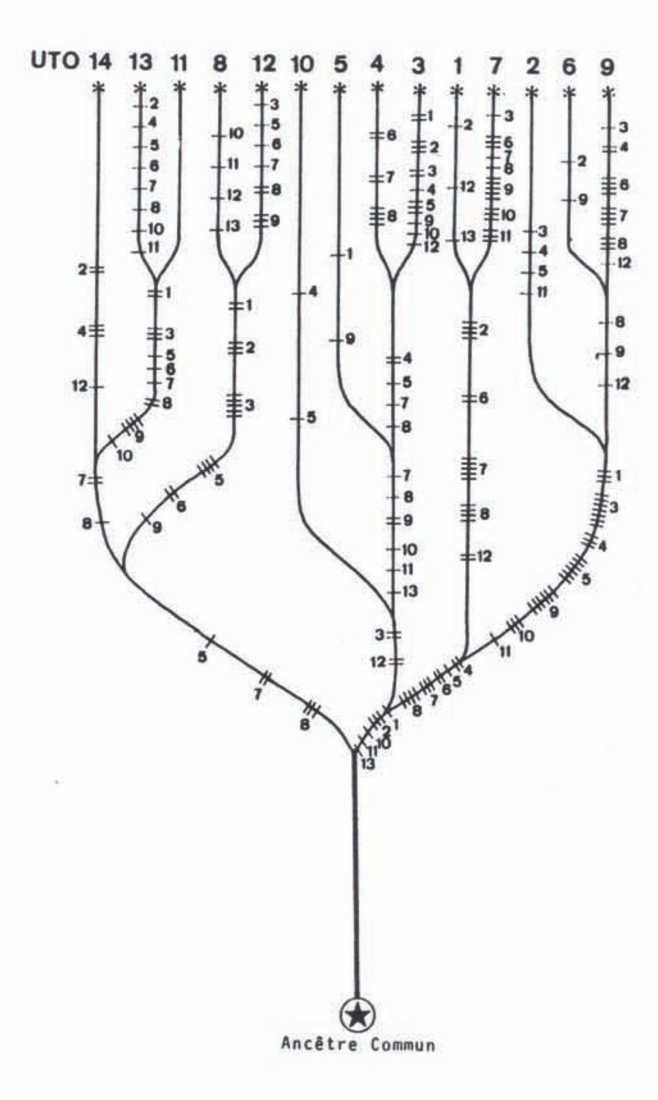


Fig. 2 : Evolution des espèces actuelles du genre *Trachurus* à partir d'un ancêtre hypothétique commun.

système de la ligne latérale d'où leur synapomorphie. Ces trois espèces constituent un groupe monophylétique. En revanche, la possession commune de caractères plésiomorphes (symplésiomorphie) ne permet pas de conclusions sur l'affinité phylétique. Par exemple, bien que la longueur de la ligne latérale accessoire soit similaire chez UTO 10 et 8, les deux espèces, *T. lathami* et *T. mediterraneus*, ne constituent pas un groupe monophylétique. Pour Hennig (1950, 1966) l'exigence de base est celle d'une origine monophylétique pour toutes les unités taxinomiques supraspécifiques : le taxon doit être composé seulement d'espèces ayant un ancêtre commun et comprendre toutes les espèces issues de cet ancêtre commun.

La première bifurcation phylogénétique a permis la séparation de deux groupes frères : les UTO 14, 13, 11, 8 et 12, d'une part, et les UTO 10, 4, 3, 1, 7, 6, 2 et 9, d'autre part. Chacun de ces deux groupes a évolué séparément de l'autre pour donner des espèces plésiomorphes, représentées par *T. delagoa* (UTO 14) pour le premier

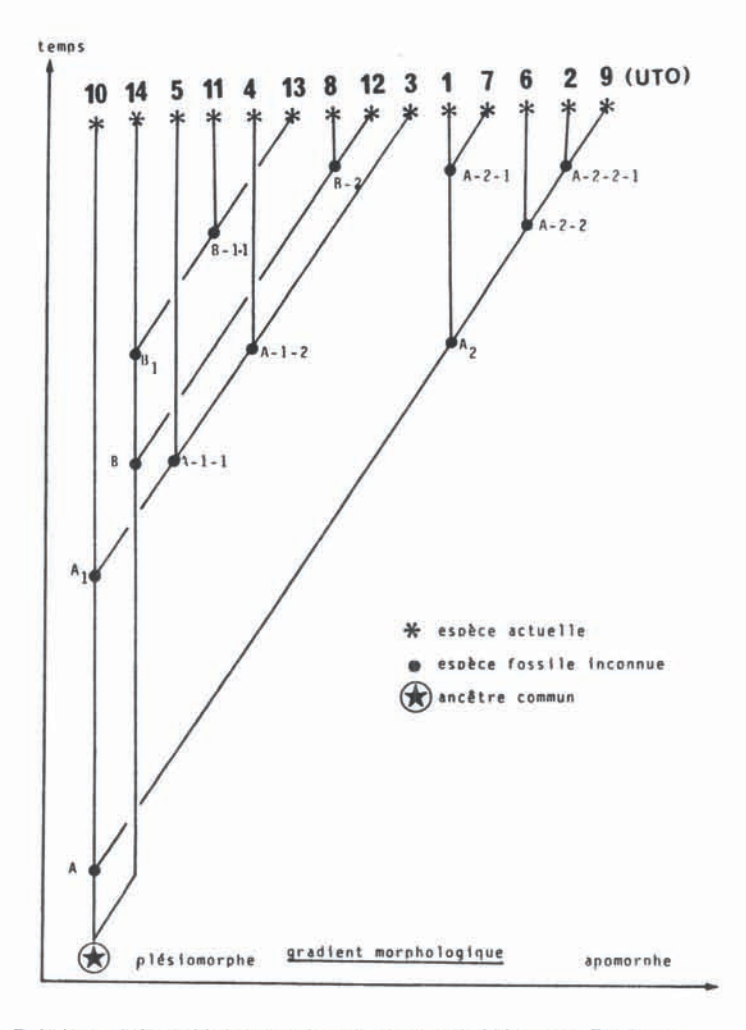


Fig. 3 : Relations phylogénétiques dans le groupe monophylétique des *Trachurus*.

groupe et *T. lathami* (UTO 10) pour le second, et apomorphes, représentées par *T. ponticus* (UTO 12) pour le premier groupe et *T. murphyi* (UTO 9) pour le second. Cependant, il semble que le gradient morphologique atteint une valeur beaucoup plus élevée pour le deuxième groupe que pour le premier ; en effet, *T. ponticus* (UTO 12), qui présente le sommet du gradient morphologique du premier groupe, est équivalent du point de vue évolutif à *T. declivis* (UTO 3). Les positions de ces deux espèces sur le gradient morphologique sont très voisines ; il en est de même pour les deux espèces apomorphes *T. delagoa* (UTO 14) et *T. lathami* (UTO 10). Le sommet du gradient évolutif est atteint par des espèces appartenant à deux groupes frères :

- Le premier groupe est celui de *T. trachurus* (UTO 1) et *T. capensis* (UTO 7). Ces deux UTO proviennent de la même souche et présentent soit un maximum de pas évolutifs au niveau du nombre de branchiospines pour donner *T. capensis* (UTO 7) soit un grand nombre de pas évolutifs au niveau de la longueur de la commissure supratemporale pour donner *T. trachurus* (UTO 1).

- Le deuxième groupe est formé par *T. symmetricus* (UTO 6), *T. picturatus* (UTO 2) et *T. murphyi* (UTO 9) ; ces trois UTO possèdent un maximum de pas

évolutifs au niveau du nombre d'écailles, de scutelles à la ligne latérale principale, du nombre de rayons mous aux nageoires et de la forme générale du corps.

L'espèce *T. murphyi* (UTO 9) représente la forme la plus évoluée parmi les espèces du genre *Trachurus*.

L'arbre ainsi défini permet de mieux comprendre et de représenter clairement les relations taxinomiques réelles et les relations phylogénétiques possibles entre les unités taxinomiques opérationnelles choisies.

RELATIONS ENTRE L'EVOLUTION PHYLOGENETIQUE ET LA BIOGEOGRAPHIE.

Dans les études phylogénétiques, la biogéographie est également d'un grand secours car, dans certain cas, les caractères les plus récents se rencontrent chez les taxons se trouvant à la périphérie de l'aire de répartition géographique du groupe examiné. Une corrélation peut alors être établie entre la morphocline (c'est-à-dire le gradient de caractères morphologiques homologues) et la distribution des taxons dans l'espace. Dans son examen comparatif de l'ichthyofaune épipélagique et côtière, Parin (1968) conclut que la majorité des poissons constituant la faune épipélagique appartient aux groupes phylogénétiques récents tandis que les espèces primitives sont représentées dans les régions côtières. En d'autres termes, l'ichthyofaune actuelle de la zone pélagique aurait pour origine des espèces ancestrales littorales ou néritiques.

Une approche de la distribution actuelle des différentes formes du genre *Trachurus* nous permet de distinguer des espèces néritiques du précontinent (plateau continental et talus ou pente continentale) et des espèces océaniques de la plaine abyssale. D'après Aleyev (1957a) et Roedel et Fitch (1952) *T. picturatus* (UTO 2) *T. symmetricus* (UTO 6) et *T. murphyi* (UTO 9) peuvent être capturées au-delà du talus continental et peuvent se trouver à plus de 1000 mètres de profondeur. D'après Konstantinov (1979), certaines espèces de ce groupe apomorphe, telles que *T. murphyi* (UTO 9) peuvent se trouver dans la zone pélagique profonde. D'après Aleyev (1956), *T. trachurus* (UTO 1) et *T. indicus* (UTO 13), autres espèces apomorphes, peuvent se trouver à distance du talus continental. D'après Boely *et al.* (1973), *T. trecae* (UTO 11) est une espèce à affinitié tropicale dont la distribution est strictement côtière, des côtes marocaines aux côtes sénégalaises.

Nekrassov (1973) signale que *T. trecae* (UTO 11) *T. lathami* (UTO 10) et *T. indicus* (UTO 13) sont les espèces les plus thermophiles et qu'elles se rencontrent aux basses latitudes : *T. trecae* vit dans des eaux de 15 à 22°C, *T. indicus* de 17 à 22°C et *T. delagoa* (UTO 14), l'espèce la plus thermophile, dans des eaux dont la température est supérieure à 17°C. Ces aspects écologiques sont utilisés par Aleyev (1957a, 1957b) pour émettre l'opinion que les *Trachurus* proviennent d'un ancêtre qui occupe encore de nos jours les côtes tropicales. Il s'agit du genre *Selar* qui a évolué pour donner les formes néritiques de *Trachurus* par l'acquisition d'un certain nombre de caractères adaptatifs pour un mode de vie pélagique active. D'après le même auteur, ces caractères sont le nombre de rayons mous, la hauteur des écailles et scutelles, le développement du système sensoriel accessoire, l'élongation et la séparation de la pinnule.

Il existe donc une certaine concordance entre les données biogéographiques et écologiques d'une part, et les conclusions tirées de l'examen du cladogramme d'autre part. *T. trecae* (UTO 11) et *T. delagoa* (UTO 14), espèces côtières thermophiles, sont parmi les plus plésiomorphes. Tandis que *T. picturatus* (UTO 2), *T. symmetricus* (UTO 6) et *T. murphyi* (UTO 9), espèce pélagiques, sont parmi les plus apomorphes.

Remerciements. - La réalisation de ce travail aurait été impossible sans les suggestions et les remarques critiques de Mme M.L. Bauchot et de M. J. Daget (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris). Je les remercie sincèrement de m'avoir fait profiter de leur très grande expérience de la systématique et de la biologie des poissons.

REFERENCES

ALEYEV Y.G., 1956. - The Systematic position of the Black sea Mackerel *(Trachurus)* scad. *Vop. Ikhtiol.* 7 : 174-184, 2 fig.

ALEYEV Y.G., 1957a. - *Trachurus* of the seas of the USSR. *Tr. Sevastopol'skoy biol. St., 9*: 167-242, figs, pls.

ALEYEV Y.G., 1957b. - Evolution of pelagic Caranginae (Carangidae, Perciformes). *Tr. Sevastopol'skoy biol. St., 9: 274-281, 4 figs.*

BOELY T., WYSOKINSKI A. & J. ELWERTOWSKI, 1973. - Les chinchards des côtes sénégalaises et mauritaniennes. *ORSTOM, Dakar, Doc. Scient. Prov.*, 46 : 47 p.

CAMIN J.H. & R.R. SOKAL, 1965. - A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution, 19 : 311-326*, 4 fig.

DAGET J., 1966. - Taxonomie numérique des Citharininae (Poissons, Characiformes). *Bull. Mus. natn. Hist. Nat.*, (2) 38 (a) : 376-386, 2 fig.

HENNIG W., 1950. - Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. *Berlin, Deutscher Zentralverlag* : 370 p.

HENNIG W., 1966. - Phylogenetic Systematics. *Urbana Univ. Ill. Press* : 263 p., 68 fig.

HUXLEY J.S., 1957. - The three types of evolutionary process, *Nature*, 180 : 454 p.

HUXLEY J.S., 1958. - Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades, in systematics today. O. Hedberg (ed.), *Uppsala, Almquist and Wiksells* : 21-39.

KONSTANTINOV V.V., OSTAPENKO A.T. & I.Y. SCHABONEYEV, 1979. - On the population structure of the Peruvian horsemackerel *Trachurus symmetricus murphyi* (Nichols). *In*: Proceedings of all-Union Conf. on the state of the stocks and the population dynamics of pelagic fishes of the seas and oceans. *Atlantic Research Institute for sea Fisheries and oceanography, Kaliningrad, Department of Scientific and Technical Information*

NEKRASSOV W.W., 1973. - Stowridy/siem. Carangidae/Wostocznogo pobieriezia Afriki, *Trudy azczer NIRO. Wyp. 29. Moskwa* : 89-138.

PARIN N.V., 1968. - Ickthyofaune océanique épipélagique, *Editions Nauka, Moscou*, 5-185.

RENSCH B., 1947. - Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. *Stuttgart, Ferdinand Enke, 1ère édition* (2ème édition, 1954): 407 pp, figs.

ROEDEL P.M. & J.E. FITCH, 1952. - The status of the carangid fishes *Trachurus* and *Decapterus* on the pacific coast of Canada and United States. *Copeia*, (1) : 4-6.

SOKAL R.R. & P.H. SNEATH, 1963. - Principles of numerical taxonomy. *W.H. Freeman and Co, San Francisco*, 359 p.

Reçu le 10-3-87
Accepté pour publication le 10-11-87